

УДК 595.796: 595.5

РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ОБУЧЕНИЯ У МУРАВЬЕВ: ОТКРЫТИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ

© 2007 г. Ж. И. Резникова

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирский государственный университет

Существенная роль обучения в индивидуальном поведении муравьев дает основания полагать, что эти животные, хотя и обладают чертами высокой специфичности, присущими общественным насекомым, вполне сопоставимы с другими общественными видами по самостоятельному значению индивидуумов в социуме. У муравьев выявлены все основные формы обучения, известные для позвоночных животных: ассоциативное обучение, формирование установок на обучение, латентное обучение, социальное обучение, запечатление. Некоторые формы обучения описаны нами впервые на примере муравьев и с большой вероятностью будут обнаружены у других видов животных; к ним относятся адаптивное обучение, когнитивные адаптации, а также достройка видопитических поведенческих стереотипов на базе подражательного обучения.

ВВЕДЕНИЕ

Активная часть жизни муравья как типичного представителя высоко организованных социальных животных состоит из непрерывного потока секундных решений, принимаемых в контексте взаимодействия с меняющейся средой, в том числе, с ее социальными составляющими: внутрисемейными, межсемейными и межвидовыми отношениями. Накопление индивидуального опыта является важной компонентой поведения многих видов муравьев. Вопрос о разнообразии форм обучения и о пределах когнитивных возможностей у муравьев тесно связан с проблемой роли индивидуума в семье общественных насекомых, которая до сих пор остается невыясненной.

Способность животных к обучению, т.е. к адекватному изменению своего поведения в процессе накопления опыта, является фундаментальной адаптацией, повышающей шансы особей на выживание за счет потенциальной способности реагировать на изменяющиеся обстоятельства. Оценивая способности животных к обучению, исследователи руководствуются более или менее общепринятыми классификациями форм обучения, в основе которых лежит до сих пор актуальная классификационная схема, предложенная У. Торпом [72]. Эта классификация включает общие категории обучения: привыкание; ассоциативное обучение и оперантное (с их разновидностями); инсайт (в современном звучании – улавливание закономерностей, rule extraction [70]; формирование установок на обучение (по [48]); латентное обучение; имитацию (в современном звучании – социальное обучение); импринтинг (запечатление).

В последние годы развитие когнитивной этологии привело не только к формированию новых

взглядов на ранее известные феномены, связанные с обучением у животных, но и к описанию новых форм обучения. Известно, что поведение высокоорганизованных общественных животных, в том числе и муравьев, является сложным конгломератом врожденных стереотипов поведения, результатом созревания, а также накопления индивидуального и социального опыта. Попытки “разъять” поведение на отдельные составляющие весьма сложны, но не безрезультатны и не бесполезны. Экспериментальный анализ элементов видотипического поведения помогает выявить с одной стороны когнитивный потенциал животных и их способность гибко реагировать на меняющиеся средовые и социальные обстоятельства, а с другой – понять пределы их приспособляемости, заставляющие обратиться к эволюционной истории видов.

В данном кратком обзоре новые результаты, полученные при экспериментальном изучении обучения у муравьев, анализируются в сравнении с ранее известными сведениями. Некоторые формы обучения описаны нами впервые на примере муравьев и с большой вероятностью будут обнаружены у других видов животных.

Для исследования соотношения врожденных и приобретенных форм поведения у муравьев в нашей исследовательской группе адаптируются некоторые методы, применявшиеся ранее лишь к позвоночным животным. Это, в частности, депривационные эксперименты, в которых участвуют особи, “наивные” по отношению к одному или нескольким факторам (например, к социальной среде или к подвижной добыче), и “перекрестное воспитание”, т.е. выращивание животных в социальной среде других видов. Для изучения роли индивидуального опыта и пределов когнитивных

возможностей муравьев, мы в полевых и лабораторных экспериментах применяем различные лабиринты, препятствия, и другие средства драматизации жизни насекомых. Исследуются индивидуальные реакции представителей разных функциональных групп в ситуациях, когда семья муравьев поставлена перед необходимостью решить достаточно сложную задачу, связанную, например, с поиском пищи или с переделом территориальных или пищевых ресурсов.

АНАЛИЗ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ ОБУЧЕНИЯ У МУРАВЬЕВ

Ассоциативное обучение. Процессы обучения и запоминания у муравьев в течение многих лет исследуются, главным образом, по отношению к их способностям запоминать пути в пространстве, в частности, сохранять в памяти пространственные ориентиры. Эта традиция восходит к 30-м годам, когда Э. Толмен выдвинул идею существования у людей и у некоторых видов животных внутренних когнитивных карт, т.е. ментальных отображений жизненно важных участков пространства, позволяющих представлять “что где находится” (подробно см: [25]). Многие исследователи применяли для исследования пространственной памяти многоальтернативные лабиринты. Среди изучаемых животных по своим способностям запоминать последовательности поворотов лидировали крысы и муравьи. Классическими стали опыты Шнейрлы, который, исследуя соответствующие способности и тех и других животных, нашел их вполне сопоставимыми [56, 68]. Впоследствии оказалось, что те задачи, с которыми муравьи все же не справлялись в лабиринтах Шнейрлы, могут быть ими решены, если изменить мотивацию, например, вместо пищи предложить им личинок, которых необходимо унести в гнездо. Муравьи оказались способными переносить навык кратчайшего прохождения одной половины лабиринта на другую, симметричную его половину [1, 10]. Эти результаты свидетельствуют о наличии у муравьев установки на обучение.

Сравнение в полевых условиях скорости обучения у муравьев при поиске пищи в лабиринтах выявило существенные межвидовые и межиндивидуальные различия. Оказалось возможным связать скорость обучения у муравьев разных видов и их иерархическое положение в многовидовых ассоциациях муравейников, связанное, в свою очередь, с целым рядом экологических особенностей. Так, к успешно преодолению лабиринтов сравнительно высокой сложности были способны 95–100% особей видов-субдоминантов, принадлежащих к подроду *Servoformica*, и лишь 5–10% особей доминантов подрода *Formica* [20, 22].

Многолетние исследования Венера, проведенные, главным образом, на *Cataglyphis* и *Formica*, привели к выводам о том, что муравьи, по-видимому, не оперируют когнитивными картами, т.е. не располагают полным представлением о пространственном устройстве своих территорий [75]. Зато эти насекомые хорошо запоминают визуальные ориентиры и способны к переключению на различные “маяки” по мере продвижения по своей территории [4, 5, 11, 44]. Длусский [2] показал в лабораторных опытах, что *Formica sanguinea* способны гибко перестраивать привычную систему ориентации, включая в нее новые ориентиры (переключающийся свет лампы), с которыми они не встречаются в естественных условиях. В полевых экспериментах Розенгрэн [67] выявил способность рыжих лесных муравьев сохранять в памяти систему ориентиров после зимовки и таким образом быстро восстанавливать границы и внутренние элементы своих территорий.

Гибкость пространственной ориентации, основанная на обучении, проявляется у муравьев как на индивидуальном, так и на групповом уровне. Коллективное использование территории у муравьев рода *Formica* основано на поведенческой специализации фуражиров по отношению к использованию и запоминанию ориентиров. Это было показано в полевых и лабораторных экспериментах на примере *F. pratensis* [23, 30]. В группах рабочих, которые посещают один и тот же участок кормовой территории семьи и координируют свои действия на этом участке, разные особи используют различные ориентиры при поиске точки в пространстве. Одни члены группы ориентируются на относительно мелкие предметы, высотой до 5 см (соответствующие по величине мелким камешкам и травинкам), другие – на предметы высотой 0.5–1 м (кусты), третьи – только на крупные объекты (деревья, стоящие в отдалении, кромка леса). Иными словами, в муравейнике разные члены семьи являются носителями различных систем визуальной ориентации в пространстве. Это разнообразие может повышать надежность работы группы.

Сравнительно небольшое число работ посвящено способностям муравьев к сложным формам дифференцирования [15] и к выработке рефлексов на время [51]. Обзоры помещены в книгах Длусского [2] и Холльдоблера и Вильсона [49].

Импринтинг. Запечатление (импринтинг) является программируемым механизмом обучения, согласно которому организм обучается реагировать на стимулы, предъявляемые ему в течение сенситивного (обычно раннего) периода. Помимо приуроченности к сенситивному периоду, запечатление отличается от обычного ассоциативного обучения и другими важными признаками, в

частности, необратимостью и отсутствием необходимости повторения.

Наличие импринтинга было выявлено у ряда видов муравьев, принадлежащих к родам *Formica*, *Lasius*, *Camponotus*, *Cataglyphis*, *Murmica*. Показано, что запечатление муравьями запаха расплода необходимо для формирования стереотипа переноски личинок и куколок. В частности, для четырех видов *Formica* продемонстрировано, что данный стереотип формируется в течение первых 15 дней имагинальной жизни, и наиболее критичны первые два дня. Будучи изолированными в течение нескольких дней после выхода из коконов, муравьи в дальнейшем будут относиться агрессивно к собственному расплоду. Если в лаборатории муравьи в первые дни после выхода из коконов жизни ухаживали за расплодом другого вида, то в дальнейшем они относились к своим личинкам и куколкам как к чужим [52, 55].

При экспериментальном исследовании муравьев-рабов и рабовладельцев Харьков [40] показал, что рабы подрода *Serviformica* запечатлевают запах расплода рабовладельцев, а те, в свою очередь, при необходимости транспортировки всегда предпочитают личинки и куколки собственного вида. Следует отметить, что накоплено немало данных, усложняющих картину раннего обучения у муравьев, так что данную форму обучения у них можно назвать скорее “импринтингоподобной”. В частности, авторы, исследовавшие *Cataglyphis cursor* [43] и *Camponotus floridanus* [50] полагают, что запечатление запаха своего вида у них происходит уже на личиночной стадии. Для некоторых видов, по-видимому, можно ожидать выявления врожденных предпочтений к образованию одних связей и “запрета” на образование других.

Латентное обучение и исследовательская активность. Отличие латентного обучения от обычного ассоциативного состоит в отсутствии внешнего подкрепления. Толмен и его сотрудники в 40-е годы исследовали роль скрытого обучения в процессе формирования когнитивных карт. Если поместить рядом с жилой клеткой крысы лабиринт, то она, как бы бесцельно бродя по его дорожкам, запоминает структуру лабиринта и затем обгоняет в своем обучении тех крыс, которых прицельно обучали поиску выхода. Исследователи сделали вывод о способности животных к самостоятельному и вполне “бескорыстному” изучению лабиринта [73]. Эта точка зрения вызвала длительные споры, так как в то время казалось невозможным приписать животному процесс познания и вести речь о сведениях, полученных без воздействия извне и без сколько-нибудь четкой связи между стимулом и реакцией.

Для насекомых феномен латентного обучения был открыт известным мирмекологом Верроном

[74]. Он показал, что тараканы, имеющие возможность ознакомиться с лабиринтом, покрытым стеклянной пластинкой, так что его можно видеть сверху, почти не нуждаются в дополнительном обучении, попав внутрь лабиринта. Торп [71] предполагал наличие скрытого обучения у осы-аммофилы на том основании, что она способна транспонировать путь к гнезду с одного способа передвижения и ориентации на другой: улетающая от своей норки налегке, оса возвращается в него “пешком”, транспортируя добычу. Даже преграды, расставляемые на пути осы, почти не меняют скорости достижения цели. Сходные результаты в опытах с преградами были получены позднее на степных бегунках [23].

Для сравнительного изучения количественных показателей исследовательской активности и скрытого обучения у разных видов муравьев нами была разработана методика полевых экспериментов, заключающаяся в предъявлении муравьям различных моделей, помещаемых на многоярусных аренах и имитирующих природные ситуации (участки травостоя, подземные ходы). Оценивалось соотношение времени, проведенное муравьями на открытой поверхности арен и посвященное исследованию разных моделей. Показалось, что исследовательская активность муравьев имеет разную направленность, в зависимости от экологических характеристик вида. Проявилась отчетливая связь между способностью муравьев к решению обычных ассоциативных задач и уровнем их исследовательской активности [23, 30].

“Адаптивное обучение”. Многолетние исследования поведения муравьев показали, что способности к сложным формам ассоциативного обучения, а также проявления латентного обучения, обусловленного высокой исследовательской активностью, сочетаются у многих видов с существенным вкладом “запрограммированных” реакций [26, 27]. Наши эксперименты на ряде видов родов *Formica* и *Murmica* выявили превалирующую роль наследственных компонент поведения муравьев в реакциях на потенциальные пищевые объекты, в характере исследовательской активности и очертаниях видоспецифических поисковых траекторий [32].

Перекрестное воспитание в семьях других видов выявило некоторое влияние “воспитателей” на характер поисковых траекторий и некоторые детали поведения “приемышей”, однако, основной набор характерных видоспецифических особенностей оставался неизменным [61]. “Базовым” для муравьев является даже такой сложный стереотип поведения, как “выпращивание” пади у тлей, тесно связанный с другим наследственно обусловленным стереотипом – трофаллаксисом [33]. При взаимодействии муравья со стимулами, исходящими от тлей, происходит достройка врож-

денного узнавания и интегрирование поведенческих элементов в единый акт видотипического поведения. Подобное явление описано для многих позвоночных животных [16, 19, 39]. Базовый, наследственно обусловленный характер носит и линейная иерархия, которая устанавливается в группах социально “наивных” муравьев [40].

При столь существенном вкладе врожденных компонент в общий рисунок поведения муравьев, многие элементы гибкого поведения проявляются у них в виде более или менее оперативного манипулирования готовыми поведенческими моделями. В ответ на повторяющиеся воздействия (например, на частые встречи с потенциально опасными конкурентами – хищными жужелицами) муравьи не “изобретают” новых реакций, но все с большей готовностью и эффективностью применяют стереотипные реакции из набора имеющихся в их поведенческом репертуаре. Облегчение манипулированием встроенными поведенческими моделями можно назвать адаптивным обучением (*adaptation learning*: [63, 64]. В отличие от ассоциативного обучения, основанного на образовании связей по типу “стимул–реакция” и “стимул–стимул”, адаптивное обучение базируется на образовании связей между стимулом и одной из видотипических моделей (“паттернов”) поведения (“стимул–паттерн”).

При повторяющихся встречах муравьев с конкурентами и с объектами охоты можно наблюдать несколько стереотипных блоков поведения, из которых состоит соответствующая часть спектра поведенческого репертуара активных фуражиров. Каждый муравей, как правило, выбирает из этого набора одну-две модели поведения и обучается все быстрее их применять в соответствующих ситуациях. Процесс формирования эффективного защитного и хищнического поведения на основе адаптивного обучения был исследован у “наивных” муравьев, выращенных в лаборатории из куколок [35, 36, 41].

В рамках концепции адаптивного обучения можно объяснить оперативный переход муравьев с одного “социального уровня” на другой [8, 9]. Имеются в виду ситуации, когда при изменении внешних условий, в частности, кормовой базы семьи, очень быстро перестраивается весь блок взаимодействия муравьев в рабочих группах, их территориальное, фуражировочное и мобилизационное поведение. При этом не выявляется промежуточных, “пробных” реакций, процесс становления нового способа использования кормового участка скрыт от наблюдателя, комплексное изменение поведения семьи происходит по принципу “все и сразу”. Модели поведения, характерные для использования неохраняемой территории по типу одиночной фуражировки, могут смениться поведением, характерным для семей с охраняемыми

территориями, с поликалическими или колониальными поселениями. Следует отметить, что возможности перебора вариантов, относящихся к различным уровням социальной организации, ограничены для каждого вида своей “линейкой” и реализуются в зависимости от доступности ресурсов [24, 28].

Достаточно типична ситуация, когда пусковым механизмом изменения поведения муравьев является изменение динамической плотности особей на кормовой территории и, соответственно, количество встреч с членами собственной семьи, а также чужих семей своего и других видов в социально значимых для муравьев ситуациях. У нескольких видов муравьев были экспериментально вызваны перестройки коллективного фуражировочного поведения в ответ на изменения динамической плотности особей на территории, и выявлены пороговые значения соответствующих параметров [3, 7, 17, 24]. Изменение динамической плотности муравьев подчиненных видов вызывает у доминантов сложную, но стереотипную реакцию “подавления” очага высокой плотности конкурентов [28]. Описания существенных изменений в поведении муравьев при изменении их динамической плотности на кормовых территориях приведены в работе Гордон и соавторов [46]. Однако, поведенческие механизмы данного явления до сих пор не были раскрыты.

Ключом к решению этой проблемы, возможно, является высокая скорость, с которой изменяются модели коллективного поведения в семье муравьев. Например, для семей лугового муравья со средней численностью (несколько десятков тыс. особей) характерна специфическая система мобилизации разведчиками фуражиров, циркулирующих по “замкнутым контурам” на дорогах, заглубленных в почву. Экспериментальное увеличение динамической плотности особей в пределах одного сектора территории привело к появлению вспомогательных гнезд и проявлению совершенно иной системы коллективной фуражировки, характерной для поликалических поселений муравьев рода *Formica*. Это произошло в течение нескольких дней, причем, как показали результаты массового мечения, на территории действовали, главным образом, те же самые муравьи, что и до начала опыта [21]. По-видимому, налицо результат адаптивного обучения: изменение такого ключевого стимула как число встреч с сородичами на кормовой территории, вызывает у муравьев переключение на поведенческие стереотипы, более эффективные в данной ситуации и в норме характерные для социальных структур более высокого уровня.

“Направляемое” (специализированное) обучение и гипотеза когнитивных адаптаций. У многих видов животных можно наблюдать быстрое и

парадоксально сложное обучение в пределах ограниченного домена, обусловленного видовой специализацией. Это явление получило название направляемого, или специализированного обучения (guided learning). Сложное направляемое обучение часто сочетается с весьма скромными когнитивными возможностями в рамках других доменов [45, 47].

Ограничения когнитивных возможностей связаны, в частности, с тем, что врожденные стереотипы, канализирующие решение жизненно важных задач, могут тормозить “творческие” решения. Примером могут служить результаты, полученные в экспериментах Мазохина-Поршнякова и Карцева [14]: видоспецифическая особенность поискового поведения медоносных пчел (облет ближайших источников нектара по очереди) мешает им усвоить правила поиска, требуемые экспериментаторами. В частности, пчел оказалось невозможно научить садиться на кормушки “через одну”. В то же время если предлагаемые задачи не вступали в противоречие с врожденными правилами поиска, пчелы решали сложнейшие задачи, требующие способности к абстрагированию. В частности, пчелы-разведчицы демонстрировали способность различать цепочки геометрических фигур, различающиеся по признаку парного/непарного расположения элементов. В решении подобных задач пчелы не уступали обезьянам и дельфинам [12, 13].

В рамках концепции направляемого обучения можно объяснить такие феномены как чрезвычайно гибкое орудийное поведение шимпанзе и новокаледонских галок, запоминание запасающими животными месторасположения сотен кладовых, а также задачи, решаемые общественными насекомыми с помощью коммуникации, основанной на дистантном наведении (обзор см.: [31]). Подобные явления узко направленной “видовой гениальности”, проявляемые лишь в пределах определенного домена когнитивного поведения, можно назвать когнитивными адаптациями.

В наших опытах с новым лабиринтом “бинарное дерево”, названным в работе [18] “лабиринтом Резниковой-Рябко”, было показано, что муравьи подрода *Formica s.str.* обладают, как и медоносные пчелы, системой дистантного наведения. Муравьи могут решать задачи, связанные с передачей от разведчика к фуражирам информации о последовательности поворотов на пути к кормушке. В опытах исключалось использование муравьями пахучего следа, а также непосредственного подражания. Лабиринт заменяли на новый, а разведчика изолировали после контакта с фуражирами, и они были вынуждены искать пищу самостоятельно. Таким образом, для того, чтобы передать сведения о том, где находится кормушка, разведчикам надо было запомнить, а фуражи-

рам при контакте с ними усвоить последовательность поворотов – например, ЛПЛЛП (лево–право–лево–право). Бинарные деревья в разных опытах были разного размера. Муравьи справились с задачей даже в тех случаях, когда им нужно было совершить пять–шесть поворотов на пути к цели, и таким образом выбрать один из 32 или один из 64 конечных “листьев” [18, 37, 38, 57, 58]. Одна из серий опытов посвящена способности муравьев улавливать закономерности и использовать их для более эффективной передачи информации. Муравьи оказались способными к сжатию информации: они затрачивали на передачу закономерной последовательности поворотов (например, ЛЛЛЛЛЛ, шесть раз налево) значительно меньше времени, чем на более короткую, но случайную последовательность – например, ЛППЛП [65, 66].

Способность улавливать закономерности является одной из высших форм обучения, которые в более ранней литературе относились к инсайту [54]. Хольдоблер и Вильсон [49], анализируя известные в литературе сведения о накоплении опыта у муравьев, решительно отказывают им в способности к обучению по типу инсайта. Однако в наших экспериментах муравьи подрода *Formica s.str.* по своей способности улавливать закономерности превзошли макака [69] и шимпанзе [42], которым сходные задачи были предложены для индивидуального решения. Следует, однако, подчеркнуть, что “видовая гениальность” проявляется у общественных перепончатокрылых в пределах лишь одного домена их когнитивной деятельности, связанного с коллективной фуражировкой и, по-видимому, может рассматриваться в ряду примеров когнитивной адаптации у животных.

Социальное обучение и гипотеза “спящих” поведенческих стереотипов. Обучаясь у особей своего и других видов, животные могут в значительной мере расширить адаптивные возможности поведения. Социальное обучение принимает различные формы. К одной из самых простых и распространенных у разных видов животных относится социальное облегчение (social facilitation): высвобождение определенных форм активности в присутствии конспецификов. К сложным формам социального обучения относят обучение по подражанию (имитацию) и прямое инструктирование, или “учительство” (обзор см.: [29]).

В наших полевых экспериментах, с применением различного типа лабиринтов с запрятанной в них приманкой, впервые выявлено межвидовое подражательное обучение у муравьев: фуражиры доминирующего вида с групповой фуражировкой (*Formica pratensis*) перенимали у более проворных одиночных фуражиров *F. cunicularia* оптимальный путь к пище [60, 62]. Вкупе с работами, посвященными сигнальной преемственности [6] и

гибким системам коммуникации, основанным на подражании [4], полученные результаты позволяют полагать, что социальное обучение пронизывает различные сферы общественной жизни муравьев.

Исследование роли социального обучения в формировании сложных видотипических стереотипов поведения муравьев позволило высказать предположение о новом механизме действия этой формы обучения в сообществах животных. Есть основания полагать, что для поддержания в популяциях сложных поведенческих стереотипов в рабочем состоянии достаточно, чтобы они полностью проявлялись у небольшой части особей. Остальные, являясь носителями отдельных фрагментов данной модели поведения, могут “достраивать” ее за счет такой простой формы социального обучения как социальное облегчение. Данное предположение основано на результатах исследований развития охотничьего поведения у *Mutnica rubra* по отношению к столь сложной для поймки добыче как прыгающие ногохвостки. Стереотип охотничьего поведения включает прыжок и умерщвление добычи с помощью жала [35, 36]. Для проявления стереотипа требуется достройка врожденных видотипических компонент на основе индивидуального опыта и созревания, а также элементы социального обучения.

У части особей в семье сложная последовательность охотничьего поведения проявляется по принципу “все и сразу”. Это говорит о том, что все элементы охотничьего поведения могут носить врожденный характер. Однако носителей целостного стереотипа в семье может быть совсем немного: в отдельных семьях их число составляло менее 10%. Эти особи являются своеобразными “центрами кристаллизации” в процессе распространения в семье охотничьих навыков. Они обеспечивают социальное облегчение охотничьего поведения остальных фуражиров, при условии достаточно высокой частоты встреч с потенциальной добычей и, соответственно, доступности для наблюдения процесса охоты у других муравьев. При этом полный цикл формирования охотничьего поведения у “косной” части семьи может занимать несколько месяцев, включая зимовку будущих охотников в гнезде [36, 59]. Для сравнения отметим, что на муравьях рода *Formica* была показана роль подражательных реакций в “пробуждении” стереотипа “выпрашивания” пади у тлей, однако, для полного проявления данной поведенческой модели требуется лишь несколько часов [34]. По-видимому, такие жизненно важные для всех муравьев блоки поведения, как получение пади и трофаллакис, пробуждаются и достраиваются с большей готовностью, чем охотничьи прыжки.

Можно полагать, что в подобных ситуациях социальное обучение является необходимым условием для достройки видотипического поведения у носителей неполных, или “спящих” поведенческих моделей. Это явление, впервые описанное для муравьев, возможно, является широко распространенным [64]. В пользу этого предположения говорит, в частности, пример, в котором исследовалось развитие орудийного поведения у новокаледонских галок. Было получено сходное с нашими результатами соотношение между количеством индивидуумов – носителей целостного сложного стереотипа поведения (применение орудий для добывания пищи) и числом особей, у которых достройка видотипического поведения включает социальное облегчение [53].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для объяснения разделения функций в семье общественных насекомых существуют две противоположные точки зрения. Согласно одной из них, семья общественных насекомых в принципе несопоставима с любым организованным сообществом животных, так как ее члены не могут рассматриваться в качестве отдельных полноправных индивидуумов. Вторая точка зрения базируется на самостоятельном значении индивидуумов в организации семьи общественных насекомых, что вполне сопоставимо с любыми организованными сообществами позвоночных животных.

Существенная роль обучения в индивидуальном поведении муравьев дает основания полагать, что роль особей в функционировании группировок вполне сравнима с соответствующими структурами у животных с высоким уровнем социальной организации. В этом плане муравьи, хотя и обладают чертами высокой специфичности, присущими общественным насекомым, вполне сопоставимы с позвоночными животными.

Поведение муравьев включает в качестве компонент различные формы обучения. Некоторые из них широко известны и проявляются сходным образом у муравьев и других животных: ассоциативное обучение, установки на обучение, латентное обучение, социальное обучение, запечатление. Нами впервые на примере муравьев описаны такие формы обучения как адаптивное обучение, когнитивные адаптации, а также социальное распространение видотипических поведенческих стереотипов через носителей “спящих фрагментов” полных поведенческих моделей. Эти формы обучения с большой вероятностью будут обнаружены у других видов животных.

Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований (код проекта № 05-04-48104) и Президиума РАН по программе “Происхождение и эволюция биосферы”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дашевский Б.А., Карась А.Я., Удалова Г.П. // Журн. высшей нерв. деят. 1989. Т. 39. № 1. С. 81.
2. Длусский Г.М. Муравьи рода *Формика*. М.: Наука, 1967. 236 с.
3. Длусский Г.М. Принципы коммуникации у муравьев // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука, 1980. С. 3.
4. Длусский Г.М., Волцит О.В., Сулханов А.В. // Зоол. журн. 1978. Т. 57. №1. С.65.
5. Захаров А.А. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука, 1972. 216 с.
6. Захаров А.А. Взаимодействие рабочих особей в семье муравьев // Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука, 1974. С. 119.
7. Захаров А.А. // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36. № 2. С. 243.
8. Захаров А.А. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука, 1991. 278 с.
9. Захаров А.А., Федосеева Е.Б. // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 6. С.
10. Карась А.Я., Удалова Г.П., Дашевский Б.А. // Сенсорные системы. 1995. Т.9. № 2–3. С. 50.
11. Кауль Р.М. // Зоол. журн. 1983. Т. 62. № 2. С. 240.
12. Мазохин – Поршняков Г.А. // Зоол. журн. 1969. Т. 48. С. 1125.
13. Мазохин – Поршняков Г.А. // Природа. 1989. № 4. С. 18.
14. Мазохин–Поршняков Г.А., Карцев В.М. Особенности поискового поведения общественных и паразитических перепончатокрылых // Поведение насекомых. М.: Наука, 1984. С. 95.
15. Мазохин–Поршняков Г.А., Мурзин С.В. // Зоол. журн. 1977. Т. 56. № 3. С. 400.
16. Мантейфель Б. П. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции // Биологические особенности управления поведением рыб. М.: Наука, 1970. С. 12.
17. Новгородова Т.А. // Успехи соврем. биологии. 2003. Т. 123. № 3. С. 229.
18. Новгородова Т.А. // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 4. С. 493.
19. Промптов А.Н. // Докл. АН СССР. 1940. Т. 27. № 2. С. 240.
20. Резникова Ж.И. // Зоол. журн. 1975. Т. 54. № 7. С. 1020.
21. Резникова Ж.И. // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 10. С. 1490.
22. Резникова Ж.И. // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 8. С. 1168.
23. Резникова Ж.И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск : Наука, 1983. 208 с.
24. Резникова Ж.И. // Экология. 1999. № 3. С. 210.
25. Резникова Ж.И. Интеллект и язык. Животные и человек в зеркале эксперимента. Ч. I. М.: Наука, 2000. 280 с.
26. Резникова Ж.И. Между драконом и яростью. Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных (гипотезы и теории, хищники и жертвы). Часть II. М.: Научный Мир, 2001. 208 с.
27. Резникова Ж.И. Популяции и виды на весах войны и мира. Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных. Часть III. М.: Логос, 2001, 270 с.
28. Резникова Ж.И. // Зоол. журн. 2003. Т.82. № 7. С. 816.
29. Резникова Ж.И. // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65. № 2. С. 136.
30. Резникова Ж.И. Интеллект и язык животных и человека. Основы когнитивной этологии. М.: Академкнига, 2005. 518 с.
31. Резникова Ж.И. // Журн. общ. биологии. 2006. № 1. С. 3.
32. Резникова Ж.И., Васильева Л.Л. Экспериментальный подход к изучению онтогенеза муравьев // Муравьи и защита леса. Новосибирск: Биол. ин-т СО АН СССР, 1987. С. 189.
33. Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. // Докл. АН. Общая биология. 1998. Т. 359. № 4. С. 572.
34. Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. № 3. С. 345.
35. Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. // Докл. АН. Общ. биология. 2001. Т. 380. № 4. С. 567.
36. Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. // Успехи соврем. биологии. 2003. Т. 123. № 3. С. 234.
37. Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 5. С. 601.
38. Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. // Журн. высш. нервн. деятельности. 1995. Т. 45. № 3. С. 500.
39. Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М.: МГУ, 1976. 287 с.
40. Харьков В.А. // Зоол. журн. 1997. Т. 76. № 4. С. 438.
41. Яковлев И.К. Предварительные результаты экспериментального исследования формирования в онтогенезе муравьев реакций на модели жуелиц // Муравьи и защита леса, Новосибирск: ИСи-ЭЖ СО РАН, 2005. С. 193.
42. Beran M. J., Beran M. M., Harris E. H., Washburn D. A. // J. Exp. Psychol.: Animal Behavior Processes. 2005. V. 31. P. 351.
43. Carlin N.F., Schwartz P.H. // Animal Behaviour. 1989. V. 38. № 2. P. 89.
44. Collett M., Collett T.S., Chameron S., Wehner R. // J. Exp. Biol. 2003. № 206. P. 877.
45. Gould J.L., Marler P. // Scientific American. 1987. № 256. P. 74.
46. Gordon M.D., Paul R. E., Thorpe K. // Animal Behaviour. 1993. V. 45. P. 1083.
47. Griffin A., Evans C.S., Blumstein D.T. // Ethology. 2002. V. 108. P. 1103.
48. Harlow H.F. // Psychol. Rev. 1949. V. 56. P. 51.
49. Holldobler B., Wilson E. O. The Ants. Berlin: Springer Verlag. 1990. 732 p.
50. Isingrini M. // Insect Sociaux. 1987. V. 34. № 1. P. 20.
51. Jander R. // Z. Vergl. Physiol. 1957. V. 40. S. 162.
52. Jaisson P. // Behaviour. 1975. V. 52. № 1–2. P. 162.

53. *Kenward B., Weir A. A. S., Rutz C., Kacelnik A.* // *Nature*. 2005. № 433. P. 121.
54. *Kühler, W.* The mentality of apes. London: Routledge & Kegan Paul. 1925.
55. *Le Moli F., Passetti M.* // *Bolletino di Zoologia*. 1978. V. 45. № 4. P. 389.
56. *Maier N.R.F., Schneirla T.C.* Principles of animal psychology. N.Y., 1935.
57. *Novgorodova T. A.* Distant homing in *Formica pratensis* Retz. // Proc. of the closing symposium of the EU research-training network INSECTS (Integrated Studies of the Economy of Insect Societies). Denmark, 2004, Helsingør. P. 41.
58. *Novgorodova T.A.* Communication system of *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidas) // Abstracts of XXIX Internat. Ethol. Conf., Budapest, Hungary, 2005. P. 162.
59. *Panteleeva S., Reznikova Zh.* The ontogeny of complex hunting pattern in ants: Impact of innate behaviour, individual and social learning // Abstracts of XXIX Internat. Ethol. Conf., Budapest, Hungary, 2005. P. 168.
60. *Reznikova J.(Zh.)*. // *Behaviour*. 1982. V. 80. P. 84.
61. *Reznikova Zh.* The role of social experience in early development of ant behaviour // Proc. of XX International Congress of Entomology. Ferenze, Italy, 1996. P.406.
62. *Reznikova Zh.* Interspecific and intraspecific social learning in ants // *Advances in Ethology*. 2001. V. 36. Blackwell Sciences. P. 108.
63. *Reznikova Zh., Dorosheva E.* // *Pedobiologia*. 2004. V. 48. P. 15.
64. *Reznikova Zh., Dorosheva E.* Adaptation learning in insects: Facilitation of manipulation with innate behavioural patterns // Abstracts of XXIX Internat. Ethol. Conf., Budapest, Hungary, 2005. P. 184.
65. *Reznikova Zh.I., Ryabko B.Ya.* // *Memorabilia Zoologica*. V. 48. 1994. P. 219.
66. *Reznikova Zh., Ryabko B.* In the Shadow of the Binary Tree: Ants and Bits // Proc. of the 2-nd Internat. Workshop on the Mathematics and Algorithms of Social Insects. Atlanta, USA, 2003. P. 139.
67. *Rosengren R.* // *Acta Zool. Fenn.* 1977. V. 149. 102 p.
68. *Schneirla T. C.* // *Z. Vergl. Physiol.* 1933. V. 15. P. 243.
69. *Terrace H. S., Son L. K., Brannon E. M.* // *Psychological Science*. 2003. V. 14. № 1. P. 66.
70. *Thompson R. K. R., Oden D. L.* // *Cognitive Science*. 2000. V. 24. P. 363.
71. *Thorpe W.H.* // *Behaviour*. 1950. № 2. P. 257.
72. *Thorpe W.H.* Learning and Instinct in Animals. Methuen & Co., Ltd., London, England, 1956. P. 493.
73. *Tolman E. C., Ritchie B. F., Kalish D.* // *J. Exp. Psychol.* 1946. V. 36. P. 221.
74. *Verron M.D.* A Further Study of Visual Perception. Cambridge University Press, England, 1952.
75. *Wehner R.* Spatial Representation in Small-Brain Insect Navigators: Ant Algorithms // Learning, Rule Extraction and Representation. A.D. Friederici and R.Menzel (eds.), Walter de Gruyter GmbH&Co, Berlin, 1999. P. 240.

Different Types of Learning in Ants: Discoveries and Prospects

Zh. I. Reznikova

*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia*

New methods for studies of learning in ants were elaborated on the basis of field and laboratory experiments. In these experiments, ants of different species were forced to search for food in mazes, transfer information to other nestmates, catch victims, fight with competitors, and defend boundaries of their territories. Using the cross-social rearing of different species, as well as of a special device, which was called "ant-show-jumping", simple patterns of search, recruitment, brood care, and basic elements of care for aphids were revealed in ants. Ants have very specific features inherent in social insects, but they may be compared with other social species. All the known types of learning inherent in vertebrate animals were revealed in ants. They include imprinting, complex forms of associative learning, latent learning, forming of learning sets, and rule extraction. Some forms of learning (adaptive learning, cognitive adaptations, and improvement of species-specific behavioral stereotypes) are described for the first time by the example of ants. Probably, they will be characteristic of other animal species.